OBSERVATIONS SUR L'ÉMERSION NOCTURNE DE DEUX BLENNIES MÉDITERRANÉENNES : *CORYPHOBLENNIUS GALERITA* et *BLENNIUS TRIGLOIDES* (PISCES, PERCIFORMES)

par Patrick LOUISY (1)

RÉSUMÉ.– Sur les côtes méditerranéennes, en été, *C. galerita* stationne pendant la nuit au-dessus du niveau moyen atteint par les vagues, apparemment en état de sommeil. Une étude quantitative montre que ce phénomène d'émersion nocturne affecte la quasi-totalité de la population ; ses modalités sont étudiées en détail, en comparaison avec le mode de vie aquatique diurne. En milieu aérien, *C. galerita* est certainement capable de respiration cutanée ; des mouvements respiratoires des opercules apparaissent cependant, avec une fréquence et une durée variables selon l'orientation de l'animal par rapport à la pente. En comparaison, l'émersion nocturne de *B. trigloides* est très réduite, et ne concerne qu'une petite partie de la population.

ABSTRACT.– The quantitative study of nocturnal emersion shows that it affects most of the *C. galerita* population. Individual fish stay above the mean level reached by the waves, apparently asleep. Modes of emersion are studied and compared to the diurnal aquatic way of life. When emersed, *C. galerita* seems capable of cutaneous respiration ; however, opercular movements may occur, the frequency and duration of which depend on the orientation of the fish with respect to the slope of the substrate. The nocturnal emersion of *B. trigloides* is comparatively reduced, and affects only a rather small proportion of the population.

Mots clés : Blenniidae, *Coryphoblennius galerita, Blennius trigloides,* MED France Corse, émersion (comportement amphibie), respiration aérienne, densité.

Coryphoblennius galerita (Linné, 1758) et *Blennius trigloides* Valenciennes, 1836 (1) sont deux espèces de l'infralittoral méditerranéen connues pour en fréquenter exclusivement la frange superficielle, (Louisy, 1980 ; Pras, 1980 et 1981 ; Zander 1972 b et 1973). Depuis les travaux de Guitel (1893) et Soljan (1928, 1932), *C. galerita* est connue pour son aptitude à sortir de l'eau. Pras (1981) signale qu'en aquarium, elle aime à stationner hors de l'eau. Heymer (1982) décrit un cu-

(1) Dans sa révision des Blenniini, Bath (1977) subdivise considérablement l'ancien genre *Blennius.* Si le genre *Coryphoblennius* Norman (espèce type *Blennius galerita*) est largement accepté, le genre *Paralipophrys* Bath, créé spécialement pour *Blennius trigloides,* n'est pas reconnu par tous. L'espèce ne me semblant pas, du point de vue morphologique, s'intégrer clairement dans le genre *Lipophrys* (comme le propose Zander, 1978), je préfère conserver ici *trigloides* dans le genre *Blennius,* tout comme Heymer (1982). Pour les autres Blenniini cités dans le texte, les noms de genre sont ceux retenus par Zander (1978).

(1) 17 rue de l'Estragon, 34990 Juvignac

rieux comportement d'émersion nocturne chez cette espèce : au crépuscule, les individus de *C. galerita* se laissent progressivement déposer sur la roche émergée par les vagues les plus hautes ; il semble qu'ils stationnent ainsi hors de l'eau pendant une bonne partie sinon la totalité de la nuit. Leur immobilité et leur insensibilité aux stimuli, visuels en particulier (lumière), permettent de penser qu'ils sont dans un état assimilable au sommeil. Cet auteur signale aussi que *B. trigloides* gagne pendant la nuit des flaques au-dessus de la surface.

Ces observations posent le problème de l'importance, pour les deux espèces, de ce comportement nocturne particulier. On peut aussi se demander si l'émersion nocturne n'est qu'une accentuation de tendances déjà présentes dans la journée, ou bien s'il s'agit d'un changement complet de mode de vie. La présente étude se propose d'évaluer, sur des bases quantitatives, l'ampleur du phénomène d'émersion chez les deux espèces, et d'en préciser les modalités.

ZONE D'ETUDE ET METHODES

Les deux espèces *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides* ont été observées à proximité de la station océanographique Stareso de l'Université de Liège, située près de Calvi en Corse. Les observations ont été faites dans les empierrements de la jetée et le long de la côte rocheuse située immédiatement au nord de la station, entre le 20 juillet et le 20 août 1985.

Les données quantitatives ont été récoltées dans deux zones contiguës représentant respectivement 28 m (zone I) et 40 m (zone II) de ligne de rivage (longueur développée au niveau de l'eau). La pente générale de ces zones est de l'ordre de 45 degrés, et la topographie subaquatique est semblable à celle des parties émergées. Si les observations qualitatives ont été effectuées à différents moments de la journée (observation subaquatique) ou de la nuit (observation de l'émersion), les données quantitatives ont été récoltées uniquement en fin d'après-midi (17 h - 20 h) et en début de nuit (22 h - 24 h) respectivement.

Ampleur du phénomène d'émersion

Les individus des deux espèces présents dans les zones définies ci-dessus ont été dénombrés à plusieurs reprises, de jour et de nuit. Les blennies littorales méditerranéennes sont sédentaires et, bien que leur champ d'activité puisse être plus ou moins grand, elles ne présentent pas, en tout cas, de mouvements d'ensemble : en l'absence d'éléments perturbateurs (tempête, etc...), le nombre d'individus présents en un endroit ne varie que très peu au cours du temps. Pour une zone donnée, la proportion de l'effectif dénombré dans la journée et qui se retrouve en émersion la nuit suivante permet donc de mesurer l'ampleur du phénomène d'émersion.

Choix des lieux d'émersion

Pour essayer de préciser le choix des lieux d'émersion, ainsi que leur constance dans le temps, la position des individus présents dans la zone I a été notée sur une carte, à quatre occasions :

– de jour, en plongée : 13/8/85 (19 h - 20 h).

– de nuit, hors de l'eau : 13/8/85 (23 h 30 - 24 h), 16/8/85 (23 h 30 - 24 h), 18/8/85 (22 h 15 - 22 h 40).

Il est ainsi possible de comparer la distribution des individus entre le jour et la nuit, et d'une nuit à l'autre.

Les modalités de l'émersion

Afin de permettre une description détaillée des modalités de l'émersion, un certain nombre de paramètres individuels (caractéristiques de l'individu, position, comportement) et de facteurs du milieu ont été évalués pour les individus présents dans la zone I :

– dans la journée, en plongée : 26/7/85 (17 h - 18 h).

– pendant la nuit, hors de l'eau : 28/7/85 (22 h - 23 h 45).

Les deux espèces ont été considérées lors de ces évaluations. Cependant, les effectifs de *B. trigloides* étant réduits, les résultats quantitatifs sont insuffisants pour cette espèce.

Tableau I.– Définition des variables utilisées pour les évaluations individuelles (voir texte).

	JOUR (milieu aquatique)	NUIT (émersion)
taille	C.galerita Petits : LT≤4 cm B.trigloides Petits : LT≤6 cm	Grands : LT≥5 cm Grands : LT≥7 cm
émersion/immersion	0 : immersion permanente – : émersions rares + : émersions fréquentes ++: émersion quasi-permanente	0 : émersion permanente – : immersions rares + : immersions fréquentes ++: immersion quasi-permanente
profondeur/hauteur	profondeur : cm sous le niveau moyen de la surface	hauteur : cm au dessus du niveau moyen de la surface
vagues	hauteur moyenne au dessus du niveau moyen de la surface (demi-amplitude) en cm	
pente	inclinaison du substrat : 0° : horizontal (au point précis où ↓ ↓ repose le poisson) 90° : vertical 100° : légèrement surplombant	
contact avec le substrat	nombre de "faces" en contact avec le substrat : 1 : contact par la face ventrale 2 : face ventrale+1 côté (corps généralement replié) 3 : face ventrale+2 côtés (dont l'un généralement au contact d'une paroi perpendiculaire)	
accrochage des pectorales	nombre de nageoires pectorales en position d'appui : 0,1 ou 2	
anfractuosité		renfoncement du substrat (à l'échelle de l'individu) – : zone à peu près plane + : zone en creux ++: renfoncement exigu

Pour chaque individu rencontré, une évaluation ponctuelle, donc limitée dans le temps (moins de 1 mn en général), de divers paramètres est effectuée. Les paramètres (variables) pris en compte sont définis dans le tableau I. Ceux qui se réfèrent au niveau moyen de l'eau (profondeur, hauteur, demi-amplitude des vagues) sont évalués sur un cycle de 5 à 8 vagues, selon la verticale. La position considérée est celle que présente le poisson au début de l'observation.

La variable taille appelle quelques commentaires : évaluée à l'œil sur les animaux *in situ*, elle était répartie à l'origine en trois classes. Si l'attribution d'un individu à la classe « petits » (juvéniles) s'est avérée aisée, le choix était parfois délicat entre « moyens » et « grands » ; c'est pourquoi ces deux classes ont été regroupées. La séparation finale en deux classes correspond donc, en fait, à une rupture assez nette de la répartition des tailles dans la population. Chez *C. galerita* au moins, les individus classés « petits », d'une taille de 3 à 4 cm (L.T. évaluées), forment un groupe homogène, très probablement constitué des jeunes de l'année (classe d'âge 0+). Cette taille, considérablement plus élevée que celle qui est mentionnée par Fives (1980a) en Irlande, peut être atteinte grâce à l'effet accélérateur de la température sur la maturation, le développement et la croissance (1).

Pour préciser les liaisons éventuelles entre certains paramètres, des corrélations sont calculées à l'aide du coefficient de rang de Kendall (Siegel, 1956). La probabilité associée au « τ » de Kendall permet de rendre compte de l'intensité de la corrélation : si p = 5 % par exemple, cela signifie que l'on n'aurait que 5 chances sur cent de trouver une corrélation aussi élevée entre les deux variables si leurs distri-

(1) Fives (1980a) observe (sur la côte ouest de l'Irlande) que les premiers juvéniles benthiques apparaissent début août, à une taille de 1,6 cm. Cet auteur estimant que l'essentiel de l'activité reproductrice prend place entre avril et juin, on peut postuler (compte tenu de la date de première apparition des juvéniles benthiques) une phase planctonique d'au moins 3 mois. En Méditerranée, la température nettement plus élevée de l'eau joue certainement un rôle accélérateur à différents niveaux :

– Il est probable que l'activité reproductrice, déterminée en partie par une montée de température, commence plus tôt en Méditerranée.

– La durée d'incubation des œufs diminue nettement lorsque la température augmente (Louisy, 1983) ; chez *C. galerita*, elle est de 25 jours à 14,5°C, de 20 jours à 16,5°C, et de 15 jours à une température fluctuant entre 18 et 25°C (Fives, 1980b).

– La durée de la phase planctonique semble elle aussi d'autant moins longue que la température est élevée. Dans l'ouest de l'Irlande, elle dure 3 mois pour *C. galerita*, mais aussi pour *Lipophrys pholis*, comme on peut le déduire des résultats de Dunne (1977) ; en Méditerranée, Occidentale, elle dure entre 1 et 2 mois pour *Parablennius incognitus*, *P. zvonimiri* et *P. rouxi* (Louisy, 1983), tandis que Fishelson (1963) constate qu'elle dure 27 jours chez *Salaria pavo* en captivité à 24°C.

– Enfin, la température élevée des eaux méditerranéennes de surface en été favorise certainement une croissance extrêmement rapide des jeunes benthiques.

Pour préciser l'ordre de grandeur des différences de température entre les deux régions, on peut citer les chiffres suivants. En avril, juin et août respectivement, les températures de surface sont :

. à Carna (ouest de l'Irlande) : 10,5, 15 et 17°C (moyennes calculées entre juin 1974 et août 1976 ; d'après Partridge, 1977)

. à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées Orientales) : 12,5, 19 et 22°C (année 1973 : Panouse et al., 1975), et probablement plus en Corse (de 23,5 à 26,5°C à Stareso en juillet-août 1985).

Dans ces conditions, on peut supposer raisonnablement que les premiers juvéniles benthiques apparaissent au moins 1 à 2 mois plus tôt (hypothèse conservative) en Corse qu'en Irlande, et bénéficient d'une croissance nettement plus rapide, qui leur fait atteindre une longueur totale de 3 à 4 cm au mois d'août.

butions étaient aléatoires. Dans la mesure où l'échantillon étudié est à la fois exhaustif pour la zone considérée, et non statistiquement représentatif de l'ensemble de la population (non tiré au hasard), ces corrélations ne peuvent avoir qu'un rôle indicatif ; elles ne permettent pas d'inférence sur la population réelle. Signalons par ailleurs que ce sont les trois classes de taille définies à l'origine qui sont utilisées dans les calculs de corrélations (voir plus haut).

La respiration aérienne

Les observations concernant le mode de respiration en milieu aérien sont essentiellement qualitatives. Quelques chronométrages ont cependant permis d'obtenir un ordre de grandeur pour la durée des mouvements respiratoires en fonction de divers facteurs.

Tableau II.– Comptages de *B. trigloides* effectués de jour en plongée (17 h - 20 h) et de nuit hors de l'eau (22 h - 24 h). Nombre de juvéniles (LT ⩽6 cm) + nombre d'adultes (LT ⩾7 cm).

		26/7	27/7	28/7	13/8	16/8	18/8
ZONE I (28 m)	jour	6+1	5+3		11+4		
	nuit			0+2	0+2	0+1	0+2
ZONE II (40 m)	jour		10+7		8+2		
	nuit				1+4		

AMPLEUR DU PHENOMENE D'EMERSION

Dans les tableaux II et III, on peut constater (en comparant la journée et la nuit du 13/8 pour les zones I et II, et éventuellement la journée du 27/7 et la nuit du 28/7 pour la zone I) que le phénomène d'émersion revêt une importance très différente chez les deux espèces.

Chez *B. trigloides*, les individus dénombrés en émersion nocturne représentent 12 à 50 % de l'effectif diurne correspondant. Si l'on se réfère aux divers comptages nocturnes disponibles pour la zone I (tabl. II), on peut voir que le nombre d'individus en émersion nocturne reste uniformément faible. Par ailleurs, les individus qui émergent pendant la nuit sont tous (à une exception près) des adultes. On peut aussi noter que le nombre d'adultes observés en émersion pendant la nuit du 13/8 est supérieur à celui qui a été obtenu dans l'eau quelques heures auparavant. Il semble donc que les effectifs diurnes soient sous-estimés, ce qui s'explique par la difficulté de l'observation dans la zone sub-superficielle agitée. La proportion des adultes dans les dénombrements diurnes se situe entre 14 et 41%. Comme les individus observés en émersion nocturne sont presque exclusivement des adultes, on peut considérer que le pourcentage d'émersion ne peut guère dépasser 40 % de la population dans le meilleur des cas ; les observations effectuées tout au long de

Tableau III.– Comptages de *C. galerita* effectués de jour en plongée (17 h - 20 h) et de nuit hors de l'eau (22 h - 24 h). Nombre de juvéniles (LT $\leqslant$4 cm) + nombre d'adultes (LT $\geqslant$5 cm).

		26/7	27/7	28/7	13/8	16/8	18/8
ZONE I (28 m)	jour	16+7	13+8		15+2		
	nuit			16+15	16+13	10+16	11+13
ZONE II (40 m)	jour		12+3		14+2		
	nuit				17+11		

l'étude permettent de penser qu'il est, en fait, nettement inférieur.

Chez *C. galerita* (tabl. III), le nombre d'individus observés en émersion nocturne atteint 150 à 175 % de l'effectif diurne correspondant ! Là encore, les comptages en plongée sous-estiment l'effectif. Aux difficultés de l'observation s'ajoute ici une homochromie remarquable avec le substrat (couvert principalement d'algues calcaires encroûtantes). Le fait que le nombre des adultes soit nettement plus sous-estimé que celui des jeunes peut s'expliquer par leur immobilité : alors que les petits individus se déplacent fréquemment, et sont donc assez facilement repérés, les adultes se retirent dans des anfractuosités dont ils ne bougent pas, du moins en fin de journée. En tout état de cause, on peut conclure de ces comptages que l'émersion nocturne est un phénomène très général chez *C. galerita* : il intéresse probablement la quasi-totalité de la population.

L'ampleur du phénomène d'émersion chez *C. galerita* (au moins à la période considérée) est telle qu'il est préférable, si l'on veut dénombrer une population, d'effectuer des comptages hors de l'eau pendant la nuit. Chez *B. trigloides*, au contraire, il vaut mieux faire des comptages en plongée pendant la journée, même si l'on sous-estime quelque peu la population (notons que la sous-estimation est certainement beaucoup moins forte que pour *C. galerita*, car *B. trigloides* est une espèce moins cryptique). A titre d'exemple, les densités ont été calculées pour les comptages du 13/8/85 (tabl. IV). Les deux espèces étant très étroitement inféodées à la couche superficielle (elles ne dépassent pas 40 à 50 cm de profondeur), ces densités sont exprimées en nombre d'individus par mètre linéaire de la ligne de rivage. Cela tient compte du fait que le facteur spatial régissant leur distribution n'est pas l'aire de substrat disponible, mais la proximité de la surface. Si l'on désire cependant exprimer les densités par rapport à une unité de surface, on obtient une densité moyenne de l'ordre de 2 ind./m^2 pour *C. galerita* et de 1 ind./m^2 pour *B. trigloides*. En comparaison, *Parablennius incognitus* (probablement l'espèce la plus abondante des milieux photophiles entre 0,5 et 3 m) atteint des densités moyennes de 1 à 2 ind./m^2 dans les zones où elle abonde autour de Stareso (Louisy, 1983) ; dans les zones étudiées ici, la densité de *P. incognitus* était certainement inférieure à 1 ind./m^2. On constate donc que *C. galerita* (et à un moindre degré *B. trigloides*) atteint, dans l'étroite frange superficielle qu'elle fréquente, une densité remarquable.

Tableau IV.– Densités de *C. galerita* et *B. trigloides* d'après les comptages du 13/8 (en nombre d'individus par mètre linéaire de côte ; voir texte).

		ZONE I (28 m de rivage)	ZONE II (40 m de rivage)	I et II (68 m de rivage)
C. galerita (comptage de nuit)	juv.	0.57	0.43	0.49
	ad.	0.46	0.28	0.35
	Total	1.04	0.70	0.84
B.trigloides (comptage de jour)	juv.	0.39	0.05	0.28
	ad.	0.14	0.20	0.09
	Total	0.54	0.25	0.38

L'EMERSION DE *C. GALERITA*

Choix des lieux d'émersion

La distribution spatiale de *C. galerita* en émersion nocturne n'est pas homogène. Les adultes, en particulier, se concentrent dans certaines zones favorables (renfoncements) où il semble que le mouvement des vagues se résume essentiellement à un va-et-vient vertical de l'eau, avec une composante horizontale minime et donc une « force d'arrachage » plus faible.

Si l'on compare les distributions spatiales diurne (milieu aquatique) et nocturne (émersion) de *C. galerita* (fig. 1) on peut observer que les juvéniles abandonnent les bords subhorizontaux d'un petit îlot (en bas sur la figure) pour rejoindre la nuit des zones ne risquant pas l'immersion complète, et dont la pente est proche de la verticale. D'autres observations permettent de penser que les adultes sont eux aussi relativement dispersés dans la journée, en contraste avec leur rassemblement nocturne dans certaines zones d'émersion.

D'une nuit à l'autre (fig. 2), la fréquentation des principaux points d'émersion varie peu. Cette stabilité spatiale de la population émergée n'implique pas nécessairement que chaque individu soit fidèle à un point d'émersion. Cependant, dans des secteurs visités tout au long de l'étude, certains individus ont pu être reconnus à chaque observation dans une même zone. Leurs déplacements éventuels d'une nuit à l'autre, imposés par des variations du niveau de l'eau rendant inutilisable leur zone d'émersion habituelle, ne dépassaient pas 0,5 à 1 m. Compte tenu de ces observations, on peut considérer comme probable qu'une forte proportion des individus fréquente toujours le même site d'émersion.

Modalités de l'émersion chez *C. galerita*

Les modalités du phénomène d'émersion nocturne chez *C. galerita*, étudiées par des évaluations ponctuelles, pour chaque individu rencontré, de paramètres indi-

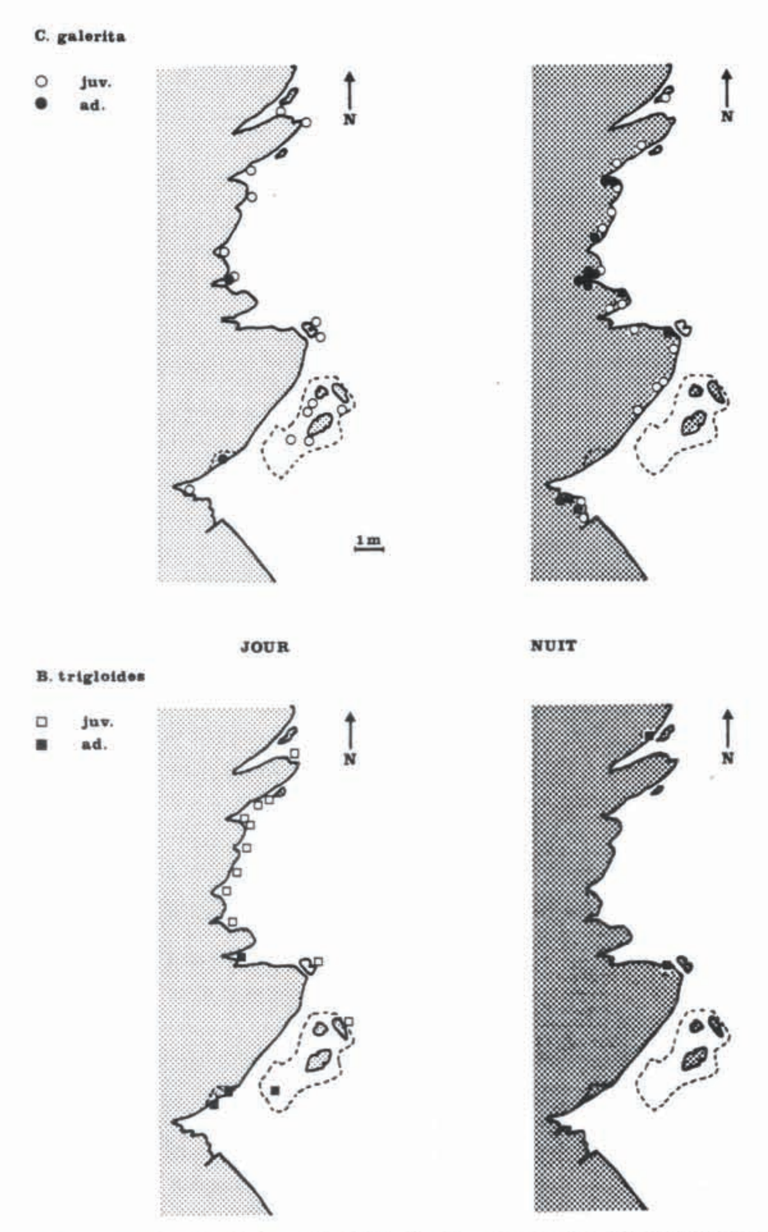


Fig. 1.– Répartition de *C. galerita* et *B. trigloides* dans la zone I, pendant la journée du 13/8/85 (19 h - 20 h) en milieu aquatique, et la nuit suivante (23 h 30 - 24 h) en émersion.

viduels (caractéristiques individuelles, comportement, position) et des facteurs du milieu, sont analysées en comparaison avec le mode de vie diurne de l'espèce, étudié selon la même méthode en plongée.

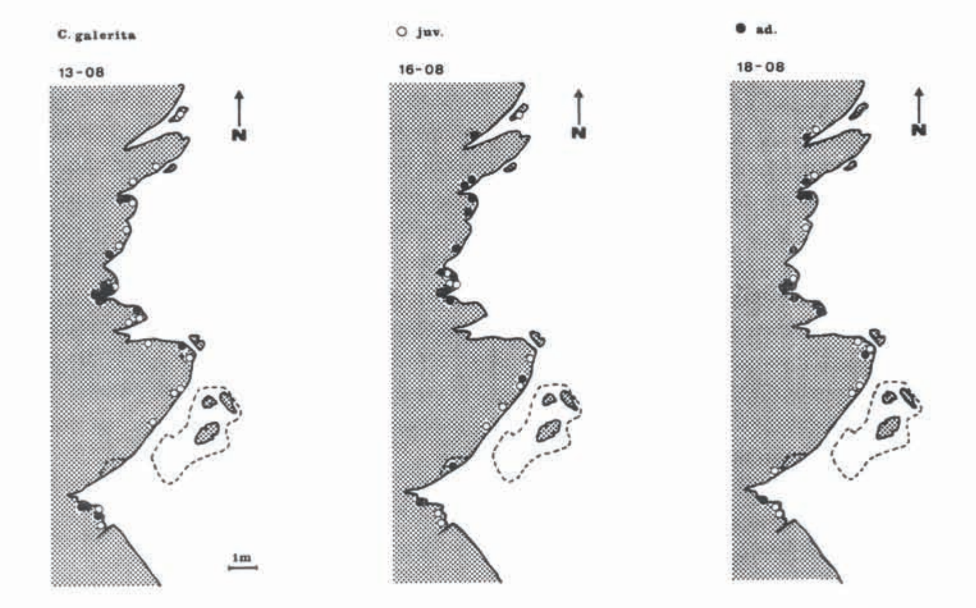


Fig. 2.– Répartition de *C. galerita* en émersion nocturne dans la zone I à trois dates différentes (13/8/85 : 23 h 30 - 24 h; 16/8/85 : 23 h 30 - 24 h; 18.8.85 : 22 h 15 - 22 h 40).

Immersion - Emersion

Pour les évaluations ponctuelles en période diurne, 70 % des individus sont immergés en permanence, et un seul (soit 4 % de l'effectif) est émergé plus de la moitié du temps. Pendant toute la durée de cette étude (1 mois), aucun *C. galerita* n'a été observé en émersion totale pendant la journée. Le fait que 30 % des individus subissent des émersions, plus ou moins intermittentes, confirme que cette espèce possède des aptitudes particulières à l'émersion ; cependant, cette proportion reste minime par rapport à l'émersion nocturne.

En effet, de tous les individus observés de nuit, aucun ne reste immergé plus de la moitié du temps ; 71 % subissent des immersions minimes ou nulles et, parmi eux, 23 % n'ont aucun contact avec l'eau pendant le temps d'observation ponctuelle (de l'ordre de 1 minute). Sur les quelques chronométrages qui ont été effectués, un individu est resté plus de 7 mn sans être mouillé, mais il est certain qu'une émersion plus longue peut être supportée. Notons cependant que l'émersion n'est jamais absolument totale, puisque ce sont les vagues qui permettent à la blennie de se hisser au niveau où elle se trouve ; elle ne peut pas dépasser la limite supérieure de la frange de substrat humide.

On constate donc que la plupart des individus de *C. galerita* sont immergés pendant la journée (avec pour certains des émersions intermittentes), tandis que l'émersion semble systématique et importante pendant la nuit, les individus n'étant mouillés que temporairement (très rarement pour certains) par les vagues.

Distribution verticale

Durant les évaluations ponctuelles, aussi bien en période diurne que nocturne,

l'amplitude moyenne des vagues au niveau du substrat se situait entre 10 et 30 cm (soit 5 à 15 cm de part et d'autre du niveau moyen de la surface), selon la topographie particulière à chaque point. Dans le même temps, *C. galerita* a été rencontré entre 40 cm de profondeur et le niveau moyen de la surface pendant la journée, et de 5 à 20 cm au-dessus de ce niveau moyen pendant la nuit.

Compte tenu des variations des vagues en fonction de la topographie, il est intéressant de considérer la position (profondeur ou hauteur) de chaque individu par rapport à l'amplitude moyenne des vagues au point où il se trouve (fig. 3).

On voit ainsi que, dans la journée, la plupart des *C. galerita* se trouvent autour du niveau moyen du creux des vagues (c'est ce que nous appellerons la *limite moyenne d'émersion temporaire*). Une forte proportion des individus (65 %) se trouve en-dessous de cette limite, ce qui confirme les conclusions obtenues plus haut pour la variable émersion.

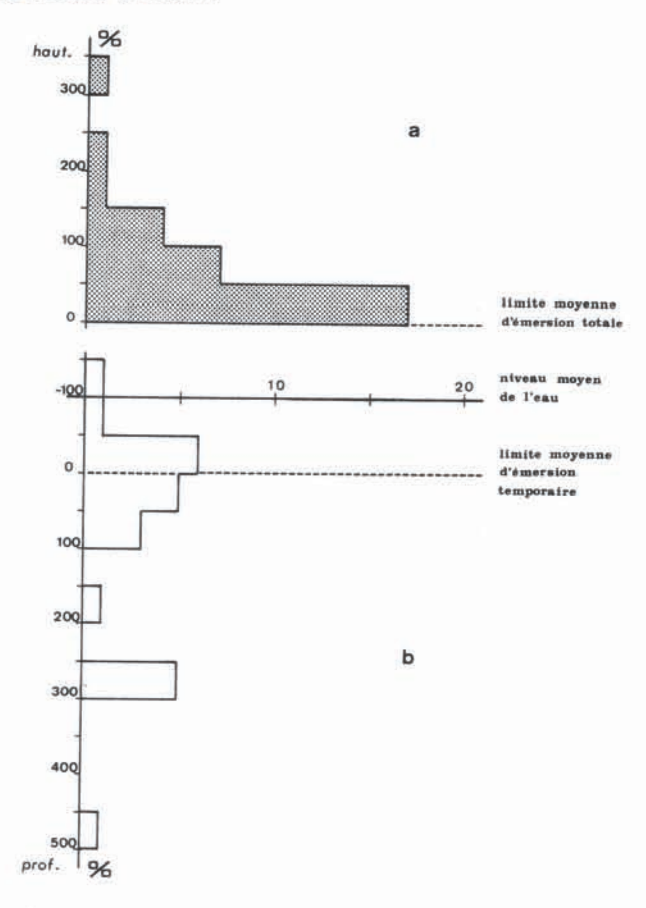


Fig. 3.– *C. galerita* : a) hauteur des individus en émersion nocturne par rapport au niveau moyen de la crête des vagues, exprimée en % de celui-ci (n = 31). b) profondeur des individus en période aquatique diurne par rapport au niveau moyen du creux des vagues, exprimée en % de celui-ci (n = 23).

Tous les individus observés de nuit sont au-dessus de ce que nous appellerons la *limite moyenne d'émersion totale,* c'est-à-dire le niveau au-dessus duquel un poisson n'est aspergé que par des vagues plus hautes que la moyenne (niveau moyen de la crête des vagues). La majorité (55 %) des *C. galerita* se trouve au niveau de cette limite ou juste au-dessus, mais certains sont installés deux à trois fois plus haut.

Pente du substrat

Dans le milieu aquatique, *C. galerita* ne montre pas de préférences claires du point de vue de la pente du substrat. Lors de l'émersion nocturne, par contre, ses préférences vont nettement à des pentes fortes (81 % des individus se trouvent sur un substrat de pente supérieure ou égale à 50 degrés) ou même subverticale (48 % se trouvent sur une pente supérieure ou égale à 80 degrés) ; certains individus peuvent même s'accrocher à un substrat surplombant (6 individus, soit 19 %, sur une pente de 90 à 100 degrés). On peut penser que cette préférence pour les pentes fortes donne à *C. galerita* l'avantage de pouvoir sauter à l'eau facilement en cas de dérangement. Plus probablement, et cela se confirme par l'aggrégation des individus dans certaines zones d'émersion privilégiées, les zones à pente forte subissent des mouvements d'eau plus doux, moins susceptibles d' «arracher» le blennie de son support.

Accrochage au substrat

Les variables considérées ici sont l'étroitesse du contact avec le substrat (nombre de « faces » du poisson en contact avec le substrat) et l'utilisation des nageoires pectorales pour l'accrochage.

On constate qu'en milieu aquatique, pendant la journée, 65 % des *C. galerita* n'ont que la face ventrale en contact avec le substrat, et que 83 % s'accrochent à l'aide de leurs deux pectorales simultanément.

Lors de l'émersion nocturne, au contraire, 90 % des individus sont en contact étroit avec le substrat (2 ou 3 «faces» en contact) et 33 % seulement ont les deux pectorales en appui en même temps. Il est à noter que l'on trouve chez 14 individus (47 %) la combinaison «2 faces en contact + une pectorale en appui », qui correspond le plus souvent à une position très courbée du corps, la pectorale intérieure à la courbe étant seule en appui (fig. 4).

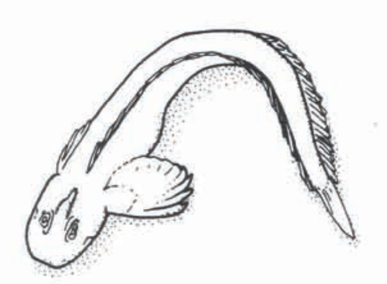


Fig. 4.– Position la plus commune de *C. galerita* en émersion nocturne (dans ce cas le contact est coté 2 et l'accrochage des pectorales 1).

Le passage d'un mode de vie diurne essentiellement aquatique à un mode de vie nocturne aérien se traduit donc par une modification dans la façon de s'accrocher au substrat. Alors que ce sont essentiellement les nageoires pectorales qui permettent à *C. galerita* de s'ancrer au substrat pour résister à la turbulence des eaux sub-superficielles dans la journée, il apparaît que c'est surtout l'étroitesse du contact du corps avec le substrat qui détermine l'adhérence pendant l'émersion nocturne.

Influence de la taille

Pendant l'émersion nocturne, les individus réagissent différemment à certains facteurs selon leur taille.

La hauteur d'émersion est corrélée positivement ($p < 0.01$) à la taille ; on peut constater que les individus les plus grands se trouvent entre 10 et 20 cm au-dessus du niveau moyen de l'eau, alors que les plus petits (juvéniles) se trouvent principalement entre 5 et 15 cm. Si l'on s'intéresse à la hauteur par rapport à la limite moyenne d'émersion totale, on observe alors que les petits individus sont pour la plupart très proches de cette limite, alors que les grands peuvent être bien au-dessus.

La taille est aussi corrélée (négativement) avec la pente du substrat ($p < 0.01$) : alors que les petits individus s'installent exclusivement sur des substrats verticaux ou subverticaux (60 à 100 degrés), les adultes se trouvent sur des pentes de 0 à 90 degrés.

La taille semble enfin corrélée avec l'anfractuosité du substrat ($p < 0.05$) : les grands individus paraissent indifférents à ce paramètre, alors que les petits fréquentent surtout des substrats lisses, ou peu anfractueux.

Pour les facteurs considérés, les exigences des juvéniles semblent plus strictes que celles des adultes ; elles s'expliquent d'ailleurs logiquement. Etant de petite taille, ils sont plus facilement déplacés par les vagues, et n'ont donc pas l'occasion de s'installer durablement très au-dessus de la limite moyenne d'émersion totale. On peut aussi comprendre qu'ils recherchent les substrats subverticaux, subissant des mouvements d'eau plus doux. Leur petite taille leur procure par ailleurs une meilleure adhérence par contact (capillarité) ; ils sont donc avantagés par rapport aux adultes pour s'accrocher à des substrats verticaux ou surplombants, ou bien lisses et peu anfractueux.

Respiration aérienne chez *C. galerita*

Pendant l'émersion nocturne, *C. galerita* est dans un état qui présente toutes les caractéristiques du sommeil ; son immobilité est presque absolue, et son insensibilité à un certain nombre de stimuli (lumineux en particulier) est remarquable. Dans ces conditions, il est probable que son métabolisme soit très ralenti et que ses besoins respiratoires soient réduits. Tortonese (1975) et Heymer (1982) mentionnent la présence sur la tête de *C. galerita*, en particulier dans la région post-orbitale, de vaisseaux sanguins superficiels semblables à ceux que Zander (1972c) signale chez des blennies « amphibies » de Mer Rouge. Ces vaisseaux sanguins, dont Zander a démontré qu'ils sont plus développés chez les espèces les plus amphibies, pour-

raient faciliter la respiration cutanée en milieu aérien. Il est cependant fort probable que le reste de la surface du corps participe aussi à la respiration pendant l'émersion, comme Laming *et al.* (1982) l'ont montré chez l'espèce intertidale *Lipophrys pholis.*

Si *C. galerita* peut rester fort longtemps en émersion sans intervention des branchies, la cavité bucco-pharyngienne étant fermée, on peut cependant constater que beaucoup d'individus présentent, pour des périodes plus ou moins longues, des mouvements operculaires. Ces mouvements apparaissent immédiatement après une immersion (ou une aspersion) par une vague, pour une durée variable : de un ou deux battements operculaires jusqu'à des mouvements respiratoires permanents. Si la périodicité de ces phases respiratoires « actives » dépend essentiellement des vagues qui atteignent la blennie, leur durée dépend surtout de la position de l'individu, mais peut aussi être influencée par la pente et la structure du substrat.

Pour que les mouvements operculaires apparaissent, il faut que l'eau soit en quantité suffisante pour humecter les branchies (sinon, *C. galerita* clôt sa cavité branchiale et n'effectue plus aucun mouvement, évitant ainsi la dessication) ; le facteur déterminant est donc la présence d'eau au niveau de l'ouverture buccale. Une première observation confirmant cette hypothèse est que les mouvements operculaires n'apparaissent que lorsque la bouche est au contact du substrat. Un autre aspect, primordial, de la position de l'individu est son orientation par rapport à la pente : si la tête est orientée vers le haut, les battements operculaires sont peu nombreux après chaque aspersion (voire même absents si la pente est forte) ; si la tête est au contraire orientée vers le bas, les mouvements respiratoires peuvent durer fort longtemps (ils peuvent même être permanents si la pente est faible). Dans cette deuxième situation (tête en bas), il semble que l'eau, aspirée au niveau buccal, puis rejetée par les ouies après avoir humecté les branchies, coule par capillarité le long de la « gorge » et puisse être aspirée à nouveau par la bouche, du moins en bonne partie. Pour toutes les situations intermédiaires, on peut considérer que la durée des phases de mouvements operculaires est liée à l'orientation de la partie antérieure du corps par rapport à la pente.

L'influence du substrat sur la durée des phases respiratoires « actives » est essentiellement déterminée par sa capacité de rétention d'eau. Un substrat granuleux ou anfractueux, formant un creux ou une faille, et/ou de pente faible, a un effet positif sur la durée des mouvements operculaires. Au contraire, un substrat lisse, uniforme, et/ou très pentu, diminue cette durée.

Quelques chronométrages des phases respiratoires « actives » d'individus de *C. galerita* en émersion nocturne peuvent illustrer le rôle des différents facteurs envisagés ci-dessus, et préciser (grossièrement) les ordres de grandeur du phénomène :

– individu observé sur un substrat horizontal : mouvements operculaires perma nents.

– individus observés sur une pente de 30 à 50 degrés, tête vers le bas : durée des mouvements operculaires de 3 à 60 secondes.

– individus observés sur une pente supérieure à 45 degrés, tête vers le haut : pas

de mouvements operculaires.
– individu observé sur une pente de 70 degrés, tête perpendiculaire à la pente : durée des mouvements operculaires de 5, 5 et 2 secondes pour trois chronométrages successifs.
– le même individu, toujours sur une pente de 70 degrés, mais la tête orientée aux 3/4 vers le haut : pas de mouvements operculaires.

Il est difficile de dire quelle proportion des individus émergés présente des mouvements operculaires. En fait, il est probable que tous les individus sont susceptibles d'avoir des phases respiratoires « actives », dont la fréquence et la durée varient en fonction de leur position et des caractéristiques du substrat. Il semble cependant que les mouvements operculaires soient moins fréquents chez les juvéniles. Leur petite taille peut justifier une fréquence réduite des mouvements respiratoires soit directement (parce que le rapport surface/volume important augmente l'efficacité de la respiration cutanée), soit aussi parce qu'ils fréquentent souvent des substrats pentus et lisses, caractérisés par une mauvaise rétention d'eau, et défavorisant donc l'apparition des mouvements operculaires.

Je n'ai pas observé, chez *C. galerita*, de comportement qui évoque les « baillements », ou mouvements d'ouverture de la bouche qui permettent à *Lipophrys pholis* d'avaler de l'air (Laming *et al.*, 1982), qui serait transféré dans l'œsophage richement vascularisé.

Je n'ai pas observé non plus, comme chez certaines blennies amphibies tropicales (Zander, 1972c ; Heymer, 1982), que les individus de *C. galerita* se roulent sur le substrat humide ou bien sautent régulièrement dans l'eau pour se ré-humidifier. En l'absence de l'effet désséchant du soleil, cela ne leur est probablement pas nécessaire, d'autant plus qu'ils stationnent dans la zone périodiquement aspergée par les vagues.

L'EMERSION DE *B. TRIGLOIDES*

Dans des évaluations ponctuelles en milieu aquatique (de jour), 7 individus de *B. trigloides* seulement ont été rencontrés (fig. 1). Ils se trouvaient à une profondeur de 10 à 40 cm ; un seul d'entre eux (juvénile : LT 3 cm environ) était sporadiquement émergé. Ils n'avaient que une (3 individus) ou deux (4 individus) «faces» au contact du substrat, et s'accrochaient par les deux pectorales (à l'exception d'un individu juvénile). Dans la journée, *B. trigloides* semble préférer les pentes faibles, en particulier dans les fentes où les mouvements horizontaux de l'eau sont rapides.

Deux individus de *B. trigloides* ont été vus en émersion lors des évaluations ponctuelles nocturnes (fig. 1) ; les informations – qualitatives – proviennent d'observations complémentaires effectuées tout au long de l'étude. Seuls les individus de grande taille sont susceptibles de se trouver en émersion durant la nuit ; encore ne dépassent-ils généralement pas le niveau moyen de l'eau (ils sont donc émergés moins de la moitié du temps). Un seul individu a pu être observé complètement émergé : situé à 15 cm au-dessus du niveau moyen de la surface, il n'était humecté que par les vagues les plus hautes (alors que tous les autres individus observés pré-

sentaient des mouvements respiratoires, celui-ci n'effectuait que quelques battements operculaires après chaque aspersion).

Je n'ai pas pu observer, comme Heymer (1982), que *B. trigloides* s'installe la nuit dans des flaques au-dessus du niveau de l'eau et cela aussi bien à Stareso qu'à Banyuls-sur-Mer (observations effectuées en septembre 1984 et mars 1986); ce comportement n'est donc pas la règle. En fait, les individus de *B. trigloides* observés en émersion nocturne se tiennent le plus souvent dans une fente, de pente modérée, où les mouvements d'eau sont rapides, les deux pectorales participant fermement à l'accrochage ; ils choisissent donc un type d'environnement semblable à celui qu'une bonne partie des adultes fréquente durant la journée, simplement un peu plus haut.

L'émersion nocturne de *B. trigloides*, qui ne représente qu'une extension modeste de son mode de vie diurne, ne semble pas nécessiter d'autres spécialisations (morphologiques, physiologiques ou comportementales) que celles qui lui permettent un bon accrochage dans le ressac.

CONCLUSION

Si *C. galerita* est connu de longue date pour sa tendance à sortir de l'eau, son comportement d'émersion nocturne est cependant sans commune mesure avec ses habitudes diurnes. Il fait en effet intervenir des changements importants dans le mode d'accrochage au substrat et les préférences de milieu (en particulier pour la pente), et des déplacements vers des zones d'émersion précises. L'émersion nocturne affecte de plus la quasi-totalité de la population (avec des modalités variables selon la taille des individus, les juvéniles ayant des préférences plus strictes).

Enfin, lors de l'émersion nocturne, *C. galerita* semble plongé dans un état de sommeil (entraînant un ralentissement métabolique), ce qui est sans doute un cas unique parmi les poissons « amphibies ». Autre particularité, ces blennies ne se déplacent pas activement hors de l'eau, mais s'y laissent déposer par les vagues les plus hautes ; la zone où elles stationnent subit donc une humectation périodique qui autorise, dans de nombreux cas, une respiration branchiale intermittente (dont la durée dépend de la position du poisson et des capacités de rétention d'eau du substrat).

Bien que vivant dans le même milieu, *B. trigloides* reste immergé pendant la journée. Si cette espèce pratique aussi l'émersion nocturne, le phénomène ne concerne cependant que quelques individus adultes ; leur émersion reste modérée et ne constitue en fait qu'une légère extension vers le supra-littoral de leur mode de vie diurne.

DISCUSSION : ROLE DE L'EMERSION

Chez les blennies de Mer Rouge étudiées par Zander (1972c), il semble que la capacité d'émersion soit liée à la colonisation et l'exploitation de la zone inter-

tidale, où la production d'algues benthiques est importante (en particulier à cause de la chaleur et de l'éclairement). Deux espèces, *Istiblennius edentulus* et *I. flaviumbrinus,* abondent particulièrement, et l'on peut en trouver à marée basse des densités remarquables (plusieurs dizaines d'ind./m^2 !) dans des flaques de quelques cm de profondeur ; les individus broutent activement le substrat, alors même qu'ils sont partiellement émergés (observations personnelles à Eilat, Golfe d'Akaba, en 1981).

L'observation de Soljan (1932) selon laquelle *C. galerita* se nourrirait de cirres de Balanes n'a pas été confirmée jusqu'à présent en Méditerranée, où il semble bien que son régime alimentaire soit principalement herbivore (Goldschmid *et al.*, 1980; voir aussi Heymer, 1982), tout comme celui des espèces tropicales citées ci-dessus. Fives (1980 a) considéré cependant que les Balanes forment une part importante (à côté des algues et de diverses proies benthiques) du régime de l'espèce sur les côtes irlandaises. En tout état de cause, l'ampleur réduite de l'émersion diurne en Méditerranée permet de douter de son rôle trophique éventuel. Au contraire, ses capacités d'émersion pourraient jouer un rôle déterminant dans l'aptitude de *C. galerita* à coloniser le milieu intertidal, sur les côtes de la Manche ou de l'Atlantique par exemple. Des observations détaillées dans ces régions seraient bienvenues pour tester cette hypothèse à la lumière des résultats obtenus en Méditerranée.

L'émersion nocturne prend chez *C. galerita* des modalités, et surtout une ampleur, bien différentes de ce qu'elles sont dans la journée. Il ne s'agit pas d'une simple accentuation d'une tendance diurne, mais d'un comportement spécifique, les poissons s'installent nettement au-dessus de l'eau pour y dormir. De toute évidence, il ne s'agit pas tant, dans ce cas, de coloniser le supra-littoral que de quitter l'infra-littoral. La première explication qui vient à l'esprit est que les blennies se mettent ainsi à l'abri des prédateurs aquatiques nocturnes (congres ou murènes par exemple). On peut supposer en effet que *C. galerita* subit une prédation importante en comparaison avec d'autres blennies méditerranéennes : nous avons vu que les juvéniles (classe d'âge 0 +) représentent environ 50 % de la population de cette espèce, ce qui est nettement plus important que les proportions observées pour d'autres espèces telles que *Parablennius zvonimiri* et *P. incognitus* (5 à 25 % de juvéniles) pour lesquelles on a pu postuler, compte tenu de leur longévité, une pression de prédation très faible (Louisy, 1983). *C. galerita* étant légèrement plus grande que ces deux espèces, on peut donc penser que sa longévité est au moins aussi (et probablement plus) importante ; la proportion plus grande de juvéniles pourrait donc bien être l'image d'une population soumise à une pression de prédation relativement plus forte. Ces indications, en fait, infirment l'hypothèse d'un rôle protecteur de l'émersion nocturne : le phénomène d'émersion n'empêche pas *C. galerita* de subir une prédation plus forte que d'autres espèces immergées en permanence. On peut remarquer que chez *B. trigloides*, dont l'émersion est restreinte, les petits individus représentent aussi une forte proportion (70 % environ) de la population (notons cependant que ce chiffre est délicat à interpréter, puisque les « juvéniles » regroupent certainement plusieurs classes d'âge chez cette espèce). L'hypothèse que l'émersion nocturne joue un rôle majeur de protection contre les prédateurs semble donc être à écarter.

En dernier lieu, on peut noter que les individus de *C. galerita* en émersion nocturne sont certainement soumis à un refroidissement dû à l'évaporation, ce refroidissement accentuant probablement le ralentissement métabolique lié au sommeil. Il n'est pas aberrant de supposer que cet effet connexe puisse avoir une certaine importance, et pourquoi pas un rôle déterminant, dans le processus d'émersion. *C. galerita* est en effet une des espèces méditerranéennes dont la distribution s'étend le plus vers le Nord, puisqu'on la retrouve jusque dans la Manche, sur les côtes sud de la Grande Bretagne (Zander, 1972 a ; Bauchot et Pras, 1980 ; Pras, 1981) ; l'émersion nocturne pourrait donc être une adaptation éco-physiologique à des températures élevées pour l'espèce. Là encore, des observations dans des régions plus septentrionales, ainsi qu'à d'autres saisons, seraient bienvenues. En effet, l'émersion nocturne de *C. galerita* n'a été étudiée que sur les côtes méditerranéennes françaises, en juillet-août (présent article) et en septembre (Heymer, 1982; observations personnelles en 1984). Une observation de contrôle effectuée au début du printemps 1986 (1) permet cependant de penser que le phénomène d'émersion, bien qu'existant à cette époque, est effectivement d'une ampleur nettement plus réduite.

Parmi les hypothèses envisagées pour attribuer une utilité, ou un rôle, à l'émersion nocturne de *C. galerita,* celles qui font intervenir des facteurs dont l'importance est reconnue (alimentation, prédation) – et paraissent donc les plus plausibles *a priori* – ne semblent pas pouvoir être retenues. Malgré la nécessité d'une démonstration plus poussée, la possibilité que *C. galerita* sorte de l'eau pour se rafraîchir est séduisante : pourquoi les notions de confort, ou de bien-être, n'interviendraient-elles pas dans l'induction d'un comportement, fût-il aussi particulier que celui de l'émersion ?

Remerciements.– Je tiens à remercier Daniel Bay et l'Université de Liège pour m'avoir accueilli à la station océanographique Stareso, et Martine Meynier qui a dactylographié de multiples versions du manuscrit de cet article.

REFERENCES

bath

BATH H., 1977.– Revision der Blenniini (Pisces, Blenniidae). ***Senckenb. Biol.***, 57 (1976) : 167-234.

BAUCHOT M.L. & PRAS A., 1980.– ***Guide des Poissons marins d'Europe.*** Lausanne, Paris, Delachaux & Niestlé, 427 pp.

CUVIER G. & VALENCIENNES M.A., 1836.– ***Histoire naturelle des Poissons,*** 11 : 1-508, Paris.

(1) Cette observation a été effectuée sur les empierrements de la jetée de Banyuls-sur-Mer, le 30 mars 1986, juste après la tombée de la nuit (20 h 30 - 21 h 45) ; la température de l'eau était de 11,8°C et celle de l'air de 13,5°C. 5 *C. galerita* et 3 *B. trigloides* ont été rencontrés en émersion, alors que les effectifs émergés dans la même zone peuvent être estimés à plusieurs dizaines (au moins pour *C. galerita*) au mois de septembre.

DUNNE J., 1977.– Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. VII - Section A (faunistic and ecological studies). The biology of the shanny, *Blennius pholis* L. (Pisces) at Carna, Connemara. *Proc. R. Ir. Acad., Sect. B.*, 77 (12) : 207-226.

FISHELSON L., 1963.– Observations on littoral fishes of Israel. II Larval development and metamorphosis of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel J. Zool.*, 12 : 81-91.

FIVES J.M., 1980a.– Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XI. The biology of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces), on the Connemara coast. *Proc. R. Ir. Acad., Sect. B*, 80 (4) : 61-77.

– 1980b.– An account of the eggs and developmental stages of Montagu's blenny *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60 (3) : 749-757.

GOLDSCHMID A., KOTRSCHAL K., KRAUTGARNER W.D. & ADAM H., 1980.– Morphologie des Gebisses und Nahrungspräferenzen von den dreizehn adriatischen Blenniiden (Teleostei, Perciformes). *Zoologica scripta*, 9 : 67-68.

GUITEL F., 1893.– Observations sur les mœurs de trois Blenniidae : *Clinus argentatus, Blennius montagui* [= *B. galerita*] et *Blennius sphinx. Arch. Zool. exp. gén., Sér. 3*, 1 : 325-384.

HEYMER A., 1982.– Le comportement pseudo-amphibie de *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides. Rev. fr. Aquariol.*, 9 (3) : 91-96.

LAMING P.R., FUNSTON C.W., ROBERTS D. & ARMSTRONG M.J., 1982.– Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62 : 329-338.

LINNAEUS C., 1758.– *Systema Naturae*, ed. 10, Stockholm.

LOUISY P., 1980.– Les Blennies. *Recherche et Nature*, 23 : 33-39.

– 1981.– Variabilité et validité des critères morphologiques de distinction entre *Blennius zvonimiri* et *Blennius incognitus* (Pisces, Blenniidae). *Rev. fr. Aquariol.*, 8 (3) : 77-38.

– 1983.– Eco-éthologie comparée de *Parablennius zvonimiri* (Kol., 1892) et *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) (Pisces, Blenniidae). *Thèse de 3ème cycle* à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).

NORMAN J.R., 1943.– Notes on the Blennioid fishes. I. A provisional synopsis of the genera of the family Blenniidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (11) 10 (72) : 793-812.

PANOUSE M., JACQUES G. & NEVEUX J., 1975.– Hydrologie dans la zone néritique de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu, sér. B : Océanogr.*, XXV (1) : 77-84.

PARTRIDGE J.K., 1977.– Studies on *Tapes decussatus* (L.) in Ireland. Thesis of *Philosophiae doctor*, Nat. University of Ireland.

PRAS A., 1980.– Les Blennies (1ère partie). *Aquarama*, 56 : 32-35, 74-75.

– 1981.– Les Blennies (2ème partie). *Aquarama*, 57 : 26-29, 73-74.

SIEGEL S., 1956.– Non-parametric statistics for the behavioral sciences. New York, Toronto, London, Mc Graw-Hill : 312 p.

SOLJAN T., 1928.– Riba naseg mora koja izlazi na kopno *Blennius galerita. Priroda, Zagreb*, 18 : 121.

– 1932.– *Blennius galerita* L., Poisson amphibie des zones supralittorale et littorale exposées de l'Adriatique. Split, 2 : 1-14.

TORTONESE E., 1975.– *Fauna d'Italia, Osteichthyes*, Parte Seconda. Calderini, Bologna : 636 p.

ZANDER C.D., 1972a. – Zur Verbreitungsgeschichte der Gattung *Blennius* (Blennioidei, Pisces) *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, 68 : 213-230.

– 1972b.– Beiträge sur Okologie und Biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 23 : 193-231.

- 1972c.– Beziehungen zwischen Köperbau und Lebensweise bei Blenniidae (Pisces) aus dem Roten Meer. I. Aussere Morphologie. *Mar. Biol.*, 13 , 238-246.
- 1973.– Zur Morphologie der Flossen von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Rapp. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Journées ichtyol., Rome,* 1970 : 93-96.
- 1978.– Kritische Anmerkungen zur « Revision der Blenniini (Pisces : Blenniidae) » von H. Bath, 1977. *Z.f. zool. Systematik u. Evolutionforschung,* 16 (4) : 290-296.

Reçu le 23-04-86
Accepté pour publication le 16-05-86